

УДК 630\*52

Т.А. Москалюк<sup>1</sup>, И.С. Тарасова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, г. Владивосток

<sup>2</sup>Горнотаежная станция ДВО РАН, пос. Горнотаежное Уссурийского района Приморского края

## СТРУКТУРА ТРАВЯНОГО ЯРУСА В ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ НА ЗАВЕРШАЮЩЕЙ СТАДИИ ВОССТАНОВЛЕНИЯ



Ценотическая структура относится к одному из главных аспектов структурно-функциональной организации растительного покрова (Дылис, 1969; Норин, 1991, 1995). Она отражает не только условия первичного экотопа и не только характер взаимосвязей компонентов фитоценоза, но и все протекающие в них процессы независимо от возраста и видового состава лесообразователей. На основе изучения ценотической структуры можно выявить региональные закономерности формирования лесного покрова и объяснить любые экотопические особенности лесообразующего процесса, составить прогноз дальнейшего развития сообщества (Москалюк, Чернышев, 1993; Москалюк, 2006). При этом следует обратить внимание на высокую информативность структуры напочвенного покрова. Этот компонент фитоценоза, как известно, отличается большей динамичностью по сравнению с древесными растениями. Вследствие меньшей продолжительности жизненного цикла особей, виды нижних ярусов, особенно трав, быстрее адаптируются к меняющимся условиям среды обитания. В то же время они обладают достаточно высокой консервативностью, и нередко даже при полной смене пород-эдификаторов под пологом леса могут длительное время сохраняться диаспоры растений и фрагменты структуры (ценоэлементы) напочвенного покрова, характерные для прежних фитоценозов.

В связи со сказанным нами была изучена структура травяного яруса в *осиново-липовом с дубом лещиновом разнотравном лесу*, представляющем производную формуацию смешанных широколиственных лесов в южной части Приморского края, с целью выявления закономерностей восстановления коренных типов леса. Актуальность исследований определяется еще и тем, что существует реальная угроза полного уничтожения реликтовых хвойно-широколиственных лесов, определяющих своеобразие и уникальный облик региона и не способных противостоять антропогенному воздействию.

### Методика и материалы

*Район работ.* Полевые исследования проводились в 2012-2014 гг. на экологическом профиле "Горнотаежный". Профиль объединяет серию производных типов леса, произрастающих на склонах северо-северо-западной (610 м, с прилегающим участком поймы ручья – 650 м) и юго-восточной экспозиции (140 м) в водосборном бассейне од-

ного из безымянных ручьев в окрестностях пос. Горнотаежное Уссурийского района (лесные угодья Горнотаежной станции ДВО РАН). Леса в указанном районе характеризуются разной степенью нарушенности и объективно отражают типологическое разнообразие современного лесного покрова Приморского края.

*Характеристика объекта исследований.* Известно, что склоны северных экспозиций в Приморском крае менее подвержены иссушающему действию инсоляции и ветра по сравнению с южными склонами, характеризуются оптимальным гидротермическим режимом, высоким плодородием почв, выравненностью микроклиматических условий. Высокосомкнутые древостои и густой подлесок способствуют нивелированию экологических условий в пределах склона, обеспечивая равномерность распределения и таяния снежного покрова, препятствуя прониканию в фитоценоз солнечных лучей и ослабляя влияние ветра (Таранков, 1967; Жильцов, Таранков, 1979; и др.). Поэтому типологический состав лесной растительности, несмотря на высокое флористическое разнообразие, на северных склонах более однородный, чем на склонах других экспозиций.

В средней части склонов складываются наиболее благоприятные условия обитания, поскольку здесь на растительность еще не влияет снижение теплообеспеченности, обычное для верхних высотных поясов, и влияние температурной инверсии выражено слабее, чем в нижней части склонов. Продуктивность почв этих экотопов максимальна (Иванов, 1976), и именно к ним приурочены самые продуктивные, насыщенные реликтовыми видами чернопихтовые леса и грабовые варианты кедровников с лиановой растительностью и запасами древесины до 800 м<sup>3</sup>/га (Васильев, Колесников, 1962; Куренцова, 1968).

Производные леса, сформировавшиеся на месте коренных чернопихтарников и кедровников, обычно представлены многопородными смешанными широколиственными насаждениями (Кудинов, 2000). К этой формации относятся и леса на северном склоне экологического профиля "Горнотаежный". Один из них – осиново-липовый с дубом лещиновый разнотравный тип леса (**рис. 1**), вступивший в заключительную стадию восстановления коренного типа леса. Он расположен в средней части северо-северо-западного склона на 350-400 м ниже водораздельной линии. Поверхность его фитоценоза более пологая, чем выше и ниже по склону, со слабо заметным террасовидным уступом в нижней части. Уклон поверхности составляет 15-20°.

*Методика исследований.* Исследования выполнялись на постоянной пробной площади размером 50×50 м. Подбор насаждения и закладка осуществлялись в соответствии с методическими указаниями В.Н. Сукачева (1972) по изучению типов леса и лесоустроительными инструкциями (ГОСТ 16128-70, 1970). Таксационные показатели древостоя: сумма площадей сечения стволов, разреды высот, запас древесины, относительная полнота, классы бонитета и товарности, рассчитывались по региональным таксационным нормативам (Справочник..., 1955, 1990). Для подлеска определялся видовой состав, габитус, сомкнутость и состояние ценопопуляции каждого вида. По степени сомкнутости кустарниковый подлесок разделялся на редкий (сомкнутость <0,3), средней густоты (0,3-0,5) и густой (сомкнутость >0,5).

При изучении сопряженности растений между собой и приуроченности их к конкретным микросайтам использовался традиционный метод картирования (Дылис, 1974). Пробная площадь разбивалась на квадраты 10×10 м, и на план в масштабе 1 : 100



Рис.1. Осиново-липовый с дубом лещиновый разнотравный тип леса.

наносились центры стволов и периметры крон деревьев, контуры группировок нижних ярусов.

За элементарный структурный элемент травяного яруса была принята микрогруппировка в последней трактовке П.Д. Ярошенко (1968) – однородная по составу и густоте размещения совокупность растений, произрастающая на одном участке. Микрогруппировки описывались одновременно с картированием. Для растений каждого вида указывались проективное покрытие и обилие по шкале Друде, жизненное состояние, размеры, габитус и фенофаза; отмечались приуроченность микрогруппировок к конкретным микросайтам и наличие сопряженности с древесно-кустарниковыми ярусами. Минимальная площадь выделения микрогруппировок (минимум-ареал) – 0,5 м<sup>2</sup>. Названия микрогруппировкам присваивались по доминирующим видам и (или) группе видов со сходными экологией и жизненной формой.

При изучении горизонтальной структуры травяного яруса мы придерживались эколого-морфологической классификации А.Г. Крылова (1984) для лесов Дальнего Востока. Все флористическое разнообразие травянистых растений он объединил в 8 классов: 1 – гигромезофильные и мезофильные травы с высотой растений 1,0 м и более (крупнотравье и высокотравье) и крупные папоротники; 2 – мезофильное (ксеромезофильное) разнотравье и неморально-лесное широколистное травье (0,5-1,0 м), включая лесные мезофильные папоротники; 3 – длиннокорневищные крупные и средних размеров травы: злаки и осоки (0,3-0,5 м); 4 – рыхлодерновинные лесные невысокие травы, включающие осоки мелких и средних размеров – "осочки" (0,2-0,4 м); 5 – лесное вегетативно-подвижное неморальное и таежное мелкотравье, или низкотравье (10-15 см), 6 – однодвулетние травы; 7 – эфемероиды; 8 – ползучие толстолистные травы и таежные кустарнички. Виды каждого класса характеризуются определенными экологическими требованиями, и по биоморфологической представленности видового состава можно оценить условия среды обитания и проследить динамику трансформации, как травяного яруса, так и фитоценоза в целом.

Картирование и описание микрогруппировок выполнялось в конце июля – начале августа, когда ранневесенние эфемероиды уже находятся в состоянии покоя, поэтому для составления полного списка видов весной проводились дополнительные обследования пробной площади. Латинские названия видов указаны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985-1996).

### Результаты и обсуждение

В 40-х годах прошлого столетия коренные леса на экологическом профиле, как и на большей части ареала, были пройдены выборочными рубками, а затем пожарами разной интенсивности, в результате которых были полностью уничтожены остатки ценных пород пихты цельнолистной и кедра корейского, и произошла смена главных пород. За минувший период хозяйственная деятельность на описываемой территории не осуществлялась, не было и пожаров. Леса в значительной степени восстановились, кроме хвойного элемента, и приобрели облик, близкий к первоначальному. Такие леса, по определению Ю.И. Манько (1984), следует считать условно-коренными. Им присущи сложный породный состав древостоев, разновозрастность и очень высокая сомкнутость крон.

Древостой осиново-липового леса разновозрастный, двухъярусный, состоит из 15 видов, включая кустовидные и стелющиеся формы светолюбивых бересклета Максимовича (*Euonymus maximovicziana*), боярышника перистонадрезанного (*Crataegus pinnatifida*) и яблони маньчжурской (*Malus mandshurica*). Состояние древостоя и состав лесобразующих пород свидетельствуют о том, что на данном участке насаждение пострадало от пожара значительно сильнее, чем на смежных. В фитоценозе полностью

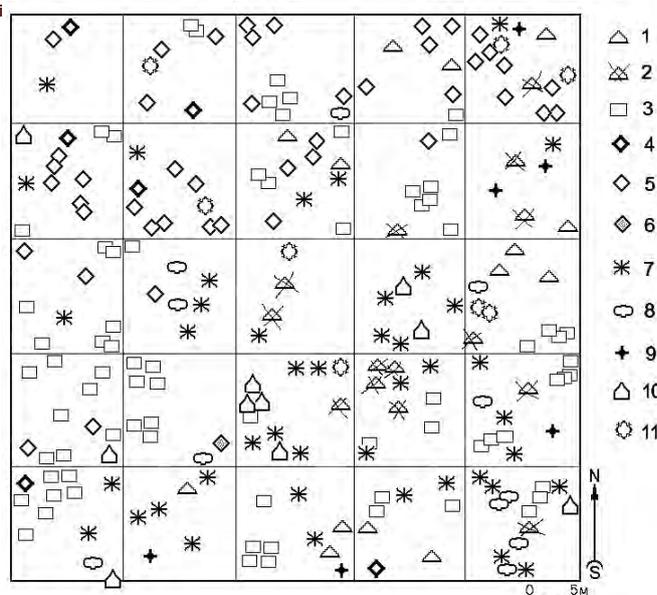


Рис. 2. Схема размещения деревьев на пробной площади

Породы: 1 – растущие деревья *Populus tremula*, 2 – сухие и буреломные деревья *P. tremula*, 3 – *Tilia amurensis*, *T. mandshurica*, 4 – *Quercus mongolica*, 5 – *Acer mono*, 6 – куртина *Acer mono*, 7 – *Ligustrina amurensis*, 8 – *Ulmus propinqua*, *U. laciniata*, 9 – *Maackia amurensis*, 10 – *Juglans mandshurica*, 11 – *Fraxinus mandshurica*, *F. rhynchophylla*

древостоя. У них уже началось усыхание крон, характерно массовое образование стволовых гнилей. Стал обычным бурелом толстых деревьев, сломанных на высоте 2-2,5 м. В сухостое и валеже древостоя тоже преобладает осина.

отсутствуют хвойные лесобразующие породы, которые должны были бы остаться после лесозаготовок хотя бы в виде единичных фаутных деревьев и подроста пихты и кедра. От материнского древостоя осталось незначительное число деревьев ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica*) и дуба монгольского (*Quercus mongolica*). На смену прежним видам пришла быстрорастущая осина (*Populus tremula*). Размещение деревьев одиночно-групповое, равномерное (рис. 2).

В течение 30-40 лет осина стала одним из главных эдификаторов сообществ и к концу минувшего столетия ее таксационные показатели достигли максимального значения. В настоящее время осина еще господствует в первом ярусе, образуя его вместе со старыми деревьями из бывшего коренного фитоценоза (табл. 1). Очень крупные деревья осины выделяются на общем фоне

Таблица 1

Таксационные показатели растущего древостоя

Порода	Ярус	Густота, экз/га	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Сумма площадей сечений, м <sup>2</sup> /га	Запас, м <sup>3</sup> /га
<i>Populus tremula</i>	I	115	35,2	18,4	11,2	86
<i>Juglans mandshurica</i>		45	27,4	17,7	2,6	8
<i>Quercus mongolica</i>		20	34,4	18,0	1,8	14
<i>Tilia amurensis</i> , <i>T. mandshurica</i>	II	340	21,8	15,8	12,6	114
<i>Acer mono</i>		85	15,3	12,5	1,2	11
<i>Ulmus propinqua</i> , <i>U. laciniata</i>		35	20,8	16,1	1,5	9
<i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>F. rhynchophylla</i>	III	25	20,1	15,7	0,8	5
<i>Maackia amurensis</i>		15	8,0	7,4	0,1	<1
<i>Ligustrina amurensis</i>		80	6,7	5,0	0,3	1
Итого		735	23,4	17,9	32,1	248

Примечание. Другие характеристики для всего древостоя: формула состава (рассчитана по запасу) – 5Лп4Ос1Д+Км, ед И, Ор, Яс; полнота – 1,12; сомкнутость крон – 0,99; коэффициент взаимного перекрытия крон – 1,75.

После пожара в горельнике одновременно с поселением осины началось активное возобновление лиственных пород, характерных для коренных типов леса. Они сформировали второй ярус, по числу деревьев значительно превышающий первый ярус (см. табл. 1). Во втором ярусе преобладают липы амурская (*Tilia amurensis*) и маньчжурская (*T. mandshurica*). Обычны группы лип, состоящие из 2-5 деревьев – одного крупного центрального и остальных, уступающих центральному по размерам, явно порослевого происхождения.

Третий ярус не выражен, но нельзя не отметить произрастание в древесном ярусе маакии (*Maackia amurensis*) и трескуна, или сирени амурской (*Ligustrina amurensis*). Для обоих видов свойственно обильное порослеобразование и наличие двух жизненных форм: низкого дерева и кустарника (маакия<sup>1</sup>) и дерева и стелющегося кустарничка (трескун). Порослевые побеги трескуна нередко полностью скрывают занимаемую поверхность. Бересклет, боярышник и яблоня встречаются единично. В их поселении под пологом леса главную роль, по-видимому, сыграли птицы, питающиеся ягодами. Эти виды очень сильно угнетены. Все они представлены особями сомнительного жизненного состояния со множеством усохших вершинок или без них; бересклет растет только в виде торчков, но по мере дальнейшего выпадения из состава главных пород осины вполне вероятно формирование парцелл с участием указанных видов.

Процесс разрушения перестойного древостоя ускорил необычно ранний обильный снегопад в середине октября 2007 г. Мокрый снег облепил ветви, еще одетые листвою, и огромная масса мощных скелетных ветвей в кронах осины обрушилась, не выдержав тяжести снега (рис. 3). Отмечено усыхание единичных старых деревьев ильма, клена и ясеня.



Рис. 3. Состояние древостоя осины на пробной площади через месяц после снегопада

Высокая сомкнутость древостоя до начала распада осиновой части сдерживала развитие нижних ярусов. С улучшением освещенности начали разрастаться кустарники и травы. В 2012 г. на пробной площади были обнаружены одно деревце диморфанта (*Kalopanax septemlobum*) 3-4-летнего возраста высотой 0,8 м и два экземпляра самосева дуба такого же возраста.

Подлесок в осиннике отличается исключительно высоким разнообразием, как по видовому составу, так и по строению. В нем выделено два подъяруса и насчитывается 9 видов кустарников. Самый распространенный вид – лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*). Она растет на большей части ценоза и характеризуется хорошим жизнен-

<sup>1</sup> Если семейство или род растения представлено одним видом, то полные видовые названия (русское и(или) латинское) приводятся при первом упоминании в тексте.

ным состоянием. Высота ее варьирует от 2 до 3 (5) м. Более чем на половине занимаемой площади сомкнутость лещины составляет 0,7-1,0.

Второй подъярус – мелкокустарниковый, высотой до 1,5 м. В нем преобладают чубушник тонколистный – *Philadelphus tenuifolius* (средняя сомкнутость 0,6), элеутерококк колючий – *Eleutherococcus senticosus* (0,5) и поросль трескуна (0,4). На большей части "осиново-липового" ценоза указанные виды растут вперемешку, образуя группировки сомкнутостью от 0,3 до 0,7. Иногда в примеси к доминирующим видам отмечены рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), калина Саржента (*Viburnum sargentii*), жимолость золотистая (*Lonicera chrysantha*), смородина Максимовича (*Ribes maximoviczianum*).

Анализ состояния и облика подлеска на участках, где эдификаторами продолжают быть широколиственные виды деревьев, не выявил определенной закономерности в распределении кустарников в фитоценозе за исключением слабо выраженной приуроченности лещины к менее освещенным, а выделов с доминированием чубушника и особенно элеутерококка – к более освещенным местам. Все кустарники испытывают угнетение из-за высокой сомкнутости древостоя, а мелкие кустарники еще и при произрастании под кронами лещины. Их облиственные побеги располагаются мозаично, в одной плоскости, усиливая и без того высокое затенение поверхности.

В местах вывала осины существенно изменился облик подлеска. Прежде разреженная лещина здесь образует заросли высотой 5-6 м и вместе с трескуном формирует крупнокустарниковый подъярус. Там, где ранее росли одиночные хилые особи чубушника, жимолости и других кустарников, после осветления стали обычными их куртины и заросли; местами сформировались характерные синузии стелющейся поросли трескуна.

Развитие лиановой растительности находится в начальной стадии. Побеги-плети актинидий (*Actinidia kolomikta*), лимонника (*Schizandra chinensis*) и винограда (*Vitis amurensis*) еще не поднялись в кроны деревьев, длина их не превышает нескольких метров, а диаметр у основания – одного сантиметра.

Напочвенный покров липово-осинового фитоценоза характеризуется высоким флористическим и хорологическим разнообразием. В нем насчитывается более 60 видов трав, произрастающих на северном склоне. Основу видового состава яруса, как и в других типах смешанных широколиственных лесов Приморского края, составляет разнотравье. Широко представлены осоки; повсеместно распространены папоротники и низкое неморальное широколистное травье. Обычны крупнотравные виды, редко встречаются виды неморально-бореального мелкотравья. Мхи растут фрагментарно: на редких выходах камней и у оснований стволов, лишайники и кустарнички отсутствуют вовсе.

Вегетативно подвижные теневыносливые виды (*Convallaria keiskei*, *Polygonatum involucratum*, *Plagiorhegma dubia*, *Convallaria keiskei*, осоки, *Gymnocarpium jessoense* и др.) растут как рассеянно, так и мелкими группировками в разных, в том числе в затененных местах – под кронами подлеска редкой и средней густоты. Обычны они и в локальных местообитаниях, например, на корневых выворотах, фрагментах разлагающихся валежных стволов и в нанопонижениях. Виды лесного разно- и крупнотравья (акониты, пионы, *Actaea acuminata*, *Caulophyllum robustum*, *Cimicifuga dahurica*, *Lilium distichum*, *Oreorchis patens*, *Polemonium chinense* и др.), чаще растут одиночными особями или компактными куртинами на одном месте в течение длительного периода (пять и более лет). Следует также отметить, что в данном ценозе обилие осок, особенно *Carex ussuriensis*, существенно выше, чем в остальных типах леса на склоне, и только здесь впервые встретился голокучник йезский.

Весной в травяном ярусе доминирует *Hylomecon vernalis*, обычны *Thalictrum filamentosum*, *Adonis amurensis*, *Allium monanthum* и другие ранневесенние виды-эфемероиды.

Сложный видовой состав и разнообразие условий освещенности, создаваемые хорошо развитыми древесно-кустарниковыми ярусами на фоне активного процесса смены главных лесообразующих пород, обусловили высокую пестроту травяного яруса. В горизонтальной структуре яруса выделено 37 микрогруппировок (**рис. 4**).

Структура яруса представляет сочетание участков с беспорядочным чередованием микрогруппировок друг с другом. В окнах, появившихся после недавнего вывала осины, и где изначально отсутствовали кустарники, за последние 5-7 лет сформировались густопокровные микрогруппировки с доминированием осок (проективное покрытие трав достигает 95-100%). Разрастаясь, кустарники начали сдерживать развитие трав, вытесняя их за пределы проекций своих крон. На участках с густым подлеском (сомкнутость выше 0,5-0,6), и там, где имеет место 2-3-кратное перекрытие крон деревьев, травяной ярус сильно разрежен, вплоть до полного отсутствия растительности. В поросли трескуна травы практически исчезли или представлены единичными особями. Между участками подлеска разной густоты проективное покрытие трав варьирует от 5 до 40%.

Связь приуроченности травянистых видов и мозаичности с породным составом древостоя не выявлена. Наблюдается лишь лучшее развитие мелких осок в местах произрастания осины. Более четкая связь верхних ярусов с нижележащими прослеживается в той части насаждения, где имеют место вялотекущие процессы трансформации фитоценоза.

В целом для фитоценоза характерен сильно разреженный травяной ярус, в котором на долю микрогруппировок с проективным покрытием от 60 до 100% приходится не более 20% площади фитоценоза, а основную площадь занимают редкопокровные микрогруппировки с проективным покрытием 10-15%. В экотоне густо- и редкопокровных микрогруппировок сформировались разреженные с проективным покрытием от 30 до 50%. В них доминируют папоротники, реже – мелкотравье (низкое ширококравье).

По сходству видового состава и обилия доминирующих растений микрогруппировки объединены в 4 группы, или комплекса (табл. 2): осоковый, папоротниковый, мелкотравный (с видами лесного мелкотравья и низкого ширококравья) и разнотравный (вместе с крупнотравными).

По числу выделенных комплексов исследованный тип леса уступает вышерасположенному широколиственно-липовому с лиановой растительностью лещиновому разнотравному типу леса, травяной ярус которого представлен 6 комплексами: осоковым, крупнотравным, группой разно- и ширококравья, мелкотравным, папоротниковым, с хвощом зимующим и лесно-маковым (Москалюк, 2001). Перечисленные группы типичны и для других лесных сообществ теневых склонов.

Осоковый комплекс (18 микрогруппировок) самый многочисленный и в нем больше, чем в остальных комплексах, сосредоточено густопокровных микрогруппировок. Их площадь в 4,4-36 раз больше, чем площади густопокровных микрогруппировок в других комплексах фитоценоза. Редкопокровные микрогруппировки осок отсутствуют.

Среди осок наиболее представлена осока кривоногая – встречаемость этого вида 100%. Самое высокое обилие этой осоки отмечено в *осоковой* (*C. campylorhina*; **рис. 5**) микрогруппировке – *cop*<sup>3</sup>-*soc*. В данном типе леса чаще, чем в других, вместе с осокой кривонозой растет осока ржавопятнистая. Обилие каждой из них может достигать *cop*<sup>2</sup>. В этом случае они образуют *осоковую* (*C. campylorhina* и *C. siderosticta*) микрогруппировку, самую большую в осоковом комплексе и среди густопокровных микрогруппировок.

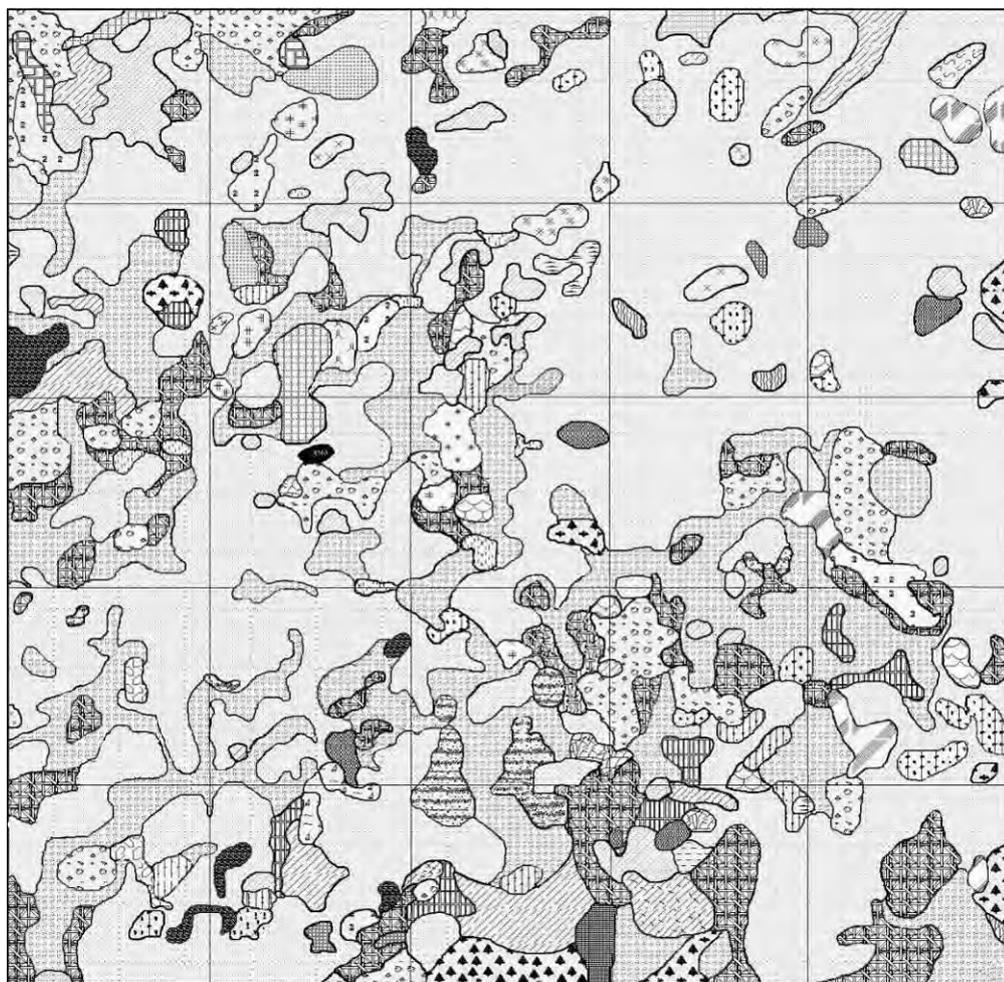
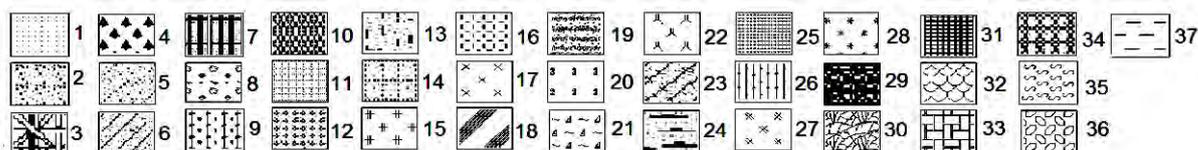


Рис. 4. Картограмма травяного яруса в летний период

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ



*Микрогруппировки:* 1 – разнотравная редкопокровная (фонообразующая), 2 – разнотравная с осокой (*C. campylorhina*) редкопокровная, 3 – осоковая (*C. campylorhina*) разреженная, 4 – осоковая вая (*Carex (C.) campylorhina* и *C. siderosticta*), 5 – адиантовая, 6 – адиантово-осоковая, 7 – адиантово-осоковая (*C. campylorhina*) разреженная, 8 – осоковая (*C. campylorhina*), 9 – с василистником редкопокровная, 10 – осоковая (*C. cf ussuriensis*), 11 – разнотравно-осоковая, 12 – подлесниково-осоковая (*C. campylorhina*), 13 – осоковая (*C. siderosticta*), 14 – осоковая (*C. campylorhina*) с крупнотравьем, 15 – голокучниково-осоковая, 16 – разнотравно-осоковая с адиантумом, 17 – осоковая (*C. ussuriensis*) с разнотравьем, 18 – осоковая (*C. campylorhina*) с василистником разреженная, 19 – осоковая *C. cf ussuriensis* разреженная, 20 – разнотравно-осоковая (*C. campylorhina*) с адиантумом разреженная, 21 – осоковая (*C. campylorhina*) с какалией разреженная, 22 – разнотравно-осоковая (*C. ussuriensis*) разреженная, 23 – осоково-адиантовая, 24 – щитовниковая с василистником, 25 – щитовниковая (*C. campylorhina*) разреженная, 26 – кочедыжниковая разреженная, 27 – щитовниково-какалиевая разреженная, 28 – щитовниковая разреженная, 29 – с адиантумом редкопокровная, 30 – василистниковая с косоплодником, 31 – майничная с мелкотравьем и осокой, 32 – василистниковая с осокой разреженная, 33 – василистниково-косоплодниковая разреженная, 34 – стеблелистовая, 35 – какалиевая, 36 – подлесниковая разреженная, 37 – редкопокровная с крупнотравьем и папоротниками.

Таблица 2

Распределение площадей микрогруппировок по густоте травяного яруса

Комплексы микрогруппировок по доминированию видов	Комплексы микрогруппировок по градациям проективного покрытия			
	Густо-покровные 60-100%	Разреженные 30-50%	Редко-покровные 5-20%	Итого, %
Осоковые	11,19	9,75	0	20,94
Папоротниковые	2,57	1,61	0,56	4,74
Мелкотравные	0,49	0,70	1,00	2,19
Разнотравные	0,31	0,26	71,56	72,13



Рис. 5. Микрогруппировка осоковая (*C. campylorhina*)



Рис. 6. Микрогруппировка осоковая (*C. cf. ussuriensis*) с *C. siderosticta*

Микрогруппировка осоковая (*C. campylorhina*) занимает участки с вогнутой поверхностью, и здесь осока достигает максимальных размеров – 60 см, в других местобитаниях длина ее листьев составляет в среднем 45-50 см. На более сухих, обычно ровных или слегка выпуклых участках, обилие осоки кривонозой снижается, и она замещается мелкими осоками (микрогруппировки осоковая (*C. cf. ussuriensis*) с *C. siderosticta*; **рис. 6**) и осоковая (*C. ussuriensis*) с разнотравьем). С усилением затенения закономерно уменьшается проективное покрытие всех видов осок, и густопокровные микрогруппировки трансформируются в одноименные разреженные или уступают лидерство другим видам трав. Исключение составляет *C. siderosticta*, образующая независимо от условий рыхлые синузиды с обилием от *sol* до *cop*<sup>1</sup>. Среди разреженных микрогруппировок комплекса тоже преобладает осоковая с *C. campylorhina*. Участие осок средних размеров (*C. reventa*, *C. longirostrata*, редко *C. pallida*) в формировании травяного яруса незначительно, но только они образовали несколько кочек – на одном из участков с разнотравной с осокой (*C. campylorhina*) редкопокровной микрогруппировки.

Состав «дополняющих» видов, т.е. видов-ассектаторов, в осоковых микрогруппировках зависит как от состава доминирующих видов в смежных группировках, так и от площади занимаемого участка. В примеси к осокам обычно растут адриантум, купена обертковая, смилацина, воронец, клопогон, дудник, голокучник, василистник, сердечник, подмаренник и другие виды. При обилии *sp* и выше названия этих видов вводятся в названия микрогруппировок.

Смешанные микрогруппировки редко занимают участки более 3 м<sup>2</sup>, обычно же небольшими пятнами – от 0,5 до 1,5 м<sup>2</sup>, они разбросаны по всему фитоценозу, как пра-

вило, примыкая к микрогруппировкам сходного видового состава, но разной густоты. Из них к наиболее крупным относятся обе адиантово-осоковые, разнотравно-осоковая, осоковая (*C. campylorhina*) с василистником разреженная.

Особо следует выделить голокучниково-осоковую разреженную микрогруппировку. *Gymnocarpium jessoense* (высота 20 (30) см) на экологическом профиле растет только в липово-осиновом типе леса, и только в этой микрогруппировке он выступает в роли содоминанта осок – в других его обилие не превышает *un-sol*. Микрогруппировка локализована на выровненных наноповышениях. В ней доминирует осока уссурийская (*sp-cop<sup>1</sup>*), обычны осоки *Carex. reventa* и *C. siderosticta* – по *un-sol*. По своей ценотической значимости и жизненной форме голокучник йезский более сходен с низкими широколиственными видами (василистником, майником, косоплодником и др.) и обычно растет вместе с ними. В голокучниково-осоковой микрогруппировке это косоплодник – *sol*, купена – *sol*, ландыш – *un-sol*, смилацина – *sol*, василистник – *sol*, подмаренник – *un-sol*, тригонотис *un-sol*, и копытень Зибольда – *un*.

В остальных трех комплексах число микрогруппировок резко сокращается – в 2,5-3,6 раза по сравнению с осоковым, и составляет 5-8.

Разнотравный комплекс (6 микрогруппировок) – самый большой по площади и числу видов. По числу микрогруппировок он незначительно – на 1-3, отличается от папоротникового и мелкотравного. В этот комплекс входят самые большие (фонообразующие) микрогруппировки: разнотравная редкопокровная и разнотравная с осокой (*C. campylorhina*) редкопокровная, занимающие в совокупности почти 70% площади фитоценоза. Они обе размещаются на сильно затененных участках, обычно в местах совместного произрастания густого древостоя и мелкокустарникового подлеска или густого лещинового подлеска под деревьями с высокоподнятыми кронами; сосредоточены преимущественно в северной и северо-восточной частях пробной площади. Повышается разреженность травяного яруса и на участках склона с более выраженным уклоном (15-20°) – в связи с усилением затенения из-за меньшего угла падения на поверхность солнечных лучей (юго-западная часть пробной площади).

Большую часть вегетационного сезона травяной ярус представлен разнотравной редкопокровной микрогруппировкой (**рис. 7**). Фон в этой микрогруппировке создает опад прошлогодних листьев, сквозь который пробиваются одиночными особями или куртинками разнотравье и папоротники. Во второй микрогруппировке прорастают вначале осоки (*C. campylorhina* с обилием до *sp*, *C. ussuriensis* – *sol*), позже – другие виды.

Остальные микрогруппировки комплекса обладают гораздо меньшими размерами и наряду с мелкими микрогруппировками остальных комплексов вкраплены в фонообразующие редкопокровные (см. **рис. 4**). Из них чаще других встречаются микрогруппировки адиантовая, осоковые, особенно с *Carex siderosticta* и *C. ussuriensis* или *C. cf ussuriensis*, василистниковые в смеси с осоками и (или) косоплодником, голокучниково-осоковая, обычны осоковые микрогруппировки с папоротниками (*Athyrium sinense*, *Dryopteris goeringiana*) и видами крупнотравья (*Actaea acuminata*, *Cacalia auriculata*, *Polemonium chinense*, *Sanicula rubriflora* и др.).

Характерное для широколиственных лесов крупнотравье сильно угнетено. Только у клопогона высота растений достигает 1,1-1,2 м, но и они слабо цветут и плодоносят. Крупнотравных микрогруппировок три: с крупнотравьем и папоротниками редкопокровная, стеблелистная (**рис. 8**) и какалиевая. Площадь их в совокупности составляет всего 1,1%, поэтому они были включены в разнотравный комплекс, тем более что все они вкраплены в фонообразующую разнотравную редкопокровную микрогруппировку.



Рис. 7. Микрогруппировки: *разнотравная редкопокровная* (Рт рп) и *разнотравная с осокой* (*S. sampylorhina*) *редкопокровная* (Рт с ос (кр) рп). Красной линией обозначена граница между микрогруппировками.



Рис. 8. Микрогруппировка *стеблелистная* выдерживает сильное затенение.

Какалиевая микрогруппировка располагается на единственном участке в северо-восточном углу пробной площади. *Cacalia auriculata* разрослась здесь сравнительно недавно на 2-3-летнем корневом вывороте. Стеблелистная микрогруппировка на протяжении многих лет располагается в одних и тех же местах. Это два небольших пятна рядом с основанием большой липы в северо-восточной части пробной площади и одно – в юго-западной, недалеко от южной границы площади. Пятно меньшего размера у основания липы появилось несколько лет назад.

В других местах отмечены отдельно растущие особи стеблелиста. *Caulophyllum robustum* единственный крупнотравный вид, который в липово-осиновом типе леса нормально развивается, цветет и плодоносит.

Папоротниковый комплекс занимает 2-е место по числу микрогруппировок (8), но по площади он сильно уступает первым двум комплексам (см. табл. 2). Видовое разнообразие папоротников представлено пятью видами: *Adiantum pedatum*, *Athyrium rubripes*, *A. sinense*, *Dryopteris goeringiana* и *Gymnocarpium jessoense*. Адиантум и крупные папоротники встречаются во множестве микрогруппировок, в осоковых нередко выступают содоминантами. Самые крупные участки папоротниковых микрогруппировок сосредоточены в западной части пробной площади, вдоль которой тянется едва заметная ложбинка, а в древостое нет осины. Для чистых папоротниковых микрогруппировок характерны небольшие размеры и хаотичное размещение по площади.

Наиболее широко распространен *Adiantum pedatum*, образующий самую большую в папоротниковом комплексе одноименную группировку (рис. 9). Формируется *адиантовая микрогруппировка* на участках с разреженным подлеском, а также с подлеском средней густоты. Обилие адиантума в ней составляет от  $cop^3$  до  $soc$ , проективное покрытие трав – 90-100%. В примеси к нему растут разные виды широколиственной травы, обычны другие папоротники. В густом подлеске обилие адиантума снижается до  $sp$ ,

проективным покрытие – до 30%, и адиантовая микрогруппировка переходит в адиантовую разреженную. Адиантум в ней растет разобщенными куртинками.

Минимальное число микрогруппировок (5) входит в комплекс лесного мелкотравья, или ширококравную группу. Преобладают микрогруппировки с доминированием *Thalictrum filamentosum* (рис. 10). Мелкотравные микрогруппировки занимают минимальную площадь в фитоценозе (см. табл. 2), но василистник тычиночный присутствует с разной степенью обилия в большинстве микрогруппировок фитоценоза. Как и в «лиановом» лесу прослеживается тяготение его к почвам с высоким содержанием органики (Москалюк, 2002). Учитывая, что в коренных типах хвойно-широколиственных лесов этот вид наряду с папоротниками является одним из доминантов травяного яруса (Крупянка, 1983; Максимова, 1987), в осиново-липовом фитоценозе следует ожидать расширения его позиций.



Рис. 9. Микрогруппировка адиантовая



Рис. 10. Микрогруппировка василистниковая с осоками и разнотравьем

### Выводы

Изучение горизонтальной структуры травяного яруса в *осиново-липовом лециновом разнотравном типе леса* на северном склоне экологического профиля "Горнотаежный" в заключительный период смены главных лесобразующих пород позволило выявить следующие особенности восстановительной сукцессии хвойно-широколиственных лесов.

1. *Осиново-липовый лециновый разнотравный тип леса*, произрастающий на склонах северной экспозиции, является типичным представителем производной широколиственной формации Приморского края, леса которой обладают сложным флористическим составом (12 видов деревьев, 9 – кустарников, 3 – лиан, 61 – травянистых растений) и более высоким хорологическим разнообразием по сравнению с коренными типами леса (37 микрогруппировок).

2. В осиново-липовом лесу, как и в других типах леса на теневых склонах, отсутствует четкая связь травянистых видов и конкретных микрогруппировок с породным составом древостоя. В период интенсивного процесса смены эдификаторов более высокой мозаичностью характеризуются участки с массовым выпадением осины и последующим разрастанием на них подлеска.

3. Размещение микрогруппировок определяется условиями освещенности и увлажнения. Высокая сомкнутость кронового полога древостоя и (или) подлеска, обуславливает общую разреженность травяного яруса: фонообразующая микрогруппировка – разнотравная редкопокровная. В нанопонижениях и окнах увеличивается обилие

осок: *Carex campylorhina*, *C. pallida*, *C. siderosticta* – во влажных, *C. ussuriensis* – в менее влажных.

4. Более сильная степень нарушения поверхности склона в начальный период становления фитоценоза и проявление температурной инверсии обусловили ухудшение условий местопрорастания *осиново-липового леса* по сравнению с вышерасположенными фитоценозами экологического профиля. Виды трав, более требовательные к почвенным условиям и теплу, в таких условиях испытывают угнетение (крупно- и разнотравье) или отсутствуют (аризема амурская, лихнис сверкающий, волжанка двудомная и др.); папоротники представлены 4 из 13 видов, произрастающих на экологическом профиле.

### Список использованной литературы

*Васильев Н.Г., Колесников Б.П.* Чернопихтово-широколиственные леса южного Приморья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 146 с.

*Долгалева Л.А.* Кедровые леса Южного Сихотэ-Алиня в условиях заповедного режима и хозяйственного освоения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2002. 22 с.

*Дылис Н.В.* Структура лесного биогеоценоза. М.: Наука, 1969. 55 с.

*Дылис Н.В.* Структурно-функциональная организация биогеоценологических систем и ее изучение // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С.14-23.

*Жильцов А.С., Таранков В.И.* Влияние сплошных рубок на формирование микроклимата хвойно-широколиственных лесов Приморья // Влагооборот и микроклимат лесных биогеоценозов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 3-9.

*Иванов Г.И.* Почвообразование на юге Дальнего Востока. М.: Наука, 1976. 200 с.

*Крупянка Н.А.* Синузальная структура травяного яруса кедровников Уссурийского заповедника // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 10. С. 1385-1392.

*Крылов А.Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.

*Куренцова Г.Э.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.

*Максимова В.Ф.* Элементы мозаики травяного яруса в кедрово-широколиственных лесах Среднего Сихотэ-Алиня // Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока (биогеоценотический аспект). Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 79-85.

*Москалюк Т.А.* Горизонтальная структура и динамика сезонного развития травяного яруса в смешанных широколиственных лесах // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока / Матер. междунар. конф. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 107-110.

*Москалюк Т.А.* Парцеллярная структура и возобновление в широколиственно-липовом с лиановой растительностью лещиновом разнотравном типе леса на юге Приморья // Биологические исследования на Горнотаежной станции / Юбил. сб. науч. тр. Владивосток: ДВО РАН, 2002. Вып. 8. С. 203-237.

*Москалюк Т.А.* Ценотическая структура и мониторинг лесов Дальнего Востока // Растения в муссонном климате: Мат. IV междунар. конф. Владивосток, 2006. С. 78-81.

*Москалюк Т.А., Чернышев В.Д.* Прикладные аспекты изучения фитоценотической структуры лесов Южного Приморья // Биологические исследования в естественных и культурных экосистемах Приморского края. Владивосток: Дальнаука, 1993. С. 12-29.

*Норин Б.Н.* Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 525-536.

*Норин Б.Н.* Принципы организации фитоценологических систем // Структура горных фитоценологических систем Субарктики. СПб.: Наука, 1995. С. 113-126.

*Петропавловский Б.С.* Леса Приморского края: Эколого-географический анализ. Владивосток: Дальнаука, 2004. 317 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под. ред. С.С. Харкевича. Т. 1-8. Л.; СПб, 1985-1996.

Справочник для таксации лесов Дальнего Востока / Отв. сост. Корякин В.Н. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 1990. 526 с.

*Сукачев В.Н.* Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. Т. 3. 543 с.

*Таранков В.И.* Влияние сплошной рубки леса на водный режим // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 103-114.

*Ярошенко П.Д.* Характер мозаичности растительных сообществ как показатель их смен // Материалы по динамике растительного покрова. Владимир: Изд-во Владимир. пед. инст., 1968. С. 17-20.

**Рецензент статьи:** доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории флоры Дальнего Востока Ботанического сада-института ДВО РАН

О.В. Храпко.